云 南 植 物 研 究 1995; 17 (4): 380—390
Acta Botanica Yunnanica

论五福花科的分类、进化与分布*

梁汉兴 吴征镒
（中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204）

摘要 根据对五福花科植物的细胞学、花基数变异、花部维管结构及花序形态特征的比较研究，重新提出了五福科的分类系统，并讨论了该科的系统演化及分布区形成。本文将五福花科划分为3属4种。四福花属 *Tetradoxa* 具有最低的染色体数 2n＝36，总状花序，顶花侧花同型同数，花部维管结构整齐对称，雄蕊束与花瓣束分离，无疑是代表该科原始祖先性状的属；五福花属 *Adoxa* 2种。头状花序，顶花侧花异型异数，五福花 *A. moschatellina* 的染色体数为 2n＝36，54，东方五福花 *A. orientalis* 的染色体数为 2n＝108，后者显然在该属中是较进化的；华福花属 *Sinadoxa* 具有复合程度最高的花序和最减化的单花结构，顶花侧花异型异数。此外在根状茎、叶、花萼和子房等方面较前两属有较多特化，因此该属被认为是科内进化水平最高的属。长期以来，五福花科被认为是环北温带分布的1个"单型科"。80年代初发现在亚洲腹地存在1个纬度最靠南（达 N27°），面积最大的孤立分布区，而且其东部海拔 2300 m 处分布着该科最原始的类群四福花属 *Totradoxa*，在该分布区的西部海拔 3900—4800 m 的地带分布着该科最进化的类群华福花属 *Sinadoxa*。因此五福花科有可能是1个起源于第三纪亚热带山区的类群。其分布区的形成是由于第四纪冰川反复来临，其中一支，五福花属 *Adoxa* 于间冰期从南方山区下降到北方平原，逐渐适应北方针叶林的新环境而扩大其连续分布的结果。五福花科的分布区与南方亚高山至北方平原的云、冷杉林的分布吻合，与鹿蹄草科的岩梅科的分布区也相吻合。五福花科分布区的形成可以作为1个显著例子说明北温带属（包括北极高山型属）的分布区的起源问题。

关键词 五福花科，分类系统，进化，地理分布

ON THE TAXONOMIC SYSTEM, PHYLOGENY AND DISTRIBUTION IN ADOXACEAE

LIANG Han-Xing, WU Zheng-Yi
(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,* Kunming 650204)

Abstract Based on the comprehensive studies of most taxa in Adoxaceae dealing with the evidences of cytology, variation analysis of floral parts and basic numbers, the floral vasculature and morphology of inflorescence, the taxonomic system of Adoxaceae is reinstated and the phylogeny and distribution of Adoxaceae are discussed in detail. Adoxaceae is now divided into 3 genera 4 species, of which *Tetradoxa* has the minimal chromosome numbers 2n＝36, racemose inflorescence, terminal flower and lateral flowers sharing the same type and equal numbers of floral parts (4,4,4,4; 4,4,4,4), floral vasculature being regular and symmetrical and the staminal

* 国家自然科学基金资助项目 9390010
1994-06-30 收稿，1995-07-10 修回

bundles and petally bundles being separated. It can be presumed that *Tetradoxa* seems to have more primitive characters suggesting an ancestral form of Adoxaceae. The bispecific *Adoxa* is relatively advanced than *Tetradoxa*, with capitate (actually cymosecapitate) inflorescence, terminal flower and lateral flowers being of different types and unequal numbers of floral parts, *A. moschatellina* (2,4,4,4; 3,5,5,5), *A. orientalis* (2,4,4,2; 3,6,6,3) between them *A. orientalis* has the maximal chromosome numbers in the family 2n = 108 is obviously much advanced than *A. moschatellina* 2n = 36, 54. The most highly complicated inflorescence of *Sinadoxa* is a spike with several glomerate interrupted clusters, but each flowers is much reduced. The basic numbers of terminal and lateral flowers represent as 2,3,3,1, and 3,4,4,1. Besides these it differs widely from *Adoxa* and *Tetradoxa* especially in the charecters of rhizome, leaf, calyx and ovary, thus it is considered as the most advanced genus in the family. Adoxaceae has long been known as a monotypic family with cirboreal distribution. During the early time of eighties this century, two new genera and a largest isolated distribution area of Adoxacaeae were discovered from central Asia to west China. The southern boundary of this area were extended south to 27 northernlatitude. *Tetradoxa*, the most primitive genus located to the east of this area 2300 m above sea level, while *Sinadoxa*, the most advanced one distributed in the west 3900—4800 m above sea level. In view of these facts, Adoxaceae may be assumed to originate during Tertiary from the subtropical mountains of southeast Asia especially west China. During the stage *Adoxa* from southern mountainous region had been expelled down to northern flatland and then being gradually adapted to the new enviroment of Taiga forests, thus ending the everenlarged continual distribution. This pattern of distribution area is coincided with that of Spruce forest from southern subalpine to northern tiagaland, and also coincided with the distribution areas of Pyrolaceae and Diapensiaceae. The formation of the distribution area pattern of Adoxaceae may be recognized as a prominent example to illustrate the origination of the North-Temperate (including the Arctic Alpine) distribution area pattern.

Key words Adoxaceae, Taxonomic system, Phylogeny, Distribution

一、分类系统

五福花科 Adoxaceae Celakovcky (1874), 自林奈 1753 年根据原产瑞典的 1 种植物建属以来，长期仅知有此 1 属 1 种 *Adoxa moschatellina* L., 是 1 个典型的环北温带分布很广的“单型科”。1880 年 C. B. Clake 曾发表无味五福花变种 var. *inodora* Falc, 1965 年 Hara [1] 发表了日本五福花变种 var. *japonica* Hara. 1981 年吴征镒等 [2] 根据采自中国青藏高原的标本成立了一个新属——华福花属 *Sinadoxa* C. Y. Wu, Z. L. Wu et R. F. Huang. 从而结束了两百多年来五福花科一直保持的单型科的局面。1981 年 8 月 Hara [3] 据采自中国四川峨眉山的标本发表了 *Adoxa* 属下一新种 *A. omeiensis* Hara. 吴征镒 [4] 在此前后对此种在峨眉山及雅安两地的多号标本进行过仔细研究，根据其 3 个方面的原始特性定为新属——四福花属 *Tetradoxa* C. Y. Wu, 并于同年 11 月发表了新组合即 *T. omeiensis* (Hara) C. Y. Wu. Hara [5] 认为五福花科应仅包括 2 属 3 种。1984 年 Непомнящая [6, 7] 根据采自苏联远东阿穆尔地区的标本发表了 *Adoxa* 属的新种东方五福花 *A. orientalis* Nepomn.次年他又发表了苏联萨哈林岛产的另一新种海岛五福花 *A. insularis* Nepomn。1984 年和 1987 年 Непомнящая 提出了五福花科的分类系统 [8, 9]，也认为五福花科包括 *Adoxa* 和 *Sinadoxa* 两个属，将 *Tetradoxa* 并入 *Adoxa*, 把 *A. moschatellina* var. *inodora* 提升

为种，并在 *Adoxa* 属下不设组而设立4个系。

相继，李世友等[10]同意 Непомиящая 的分属意见，但将 *Adoxa* 属下设 Subg. *Tetradoxa* 和 Subg. *Adoxa* 两个亚属。1991年姚淦[11]发表了西藏五福花新种 *A. xizangensis*。至此，80年代以来五福花科有2个新属，3个新种先后被发表，对其中1属即四福花属尚存在分歧意见。

本文根据对该科各个类群植物的比较形态和地理分布的研究，对五福花科属的划分及分类系统提出以下意见：

1.根据花序性质复合程度；顶花和侧花萼片花瓣的基数和特征；心皮的基数以及心皮花柱的融合程度。五福花科划分为3个属是合理的，即四福花属 *Tetradoxa* C. Y. Wu, 五福花属 *Adoxa* L. 和华福花属 *Sinadoxa* C. Y. Wu, Z. L. Wu. et R. F. Huang。

2.五福花属至此发表过3个新种。其中西藏五福花 *A. xizangensis* 新种模式（西藏林芝，1989，06，23，G. You et al, 2475）为一果期标本，作为新种的主要特征："茎纤细，螺旋上升"与东北黑龙江尚志县所采的 *A. moschatellina* 的果期标本（梁汉兴，926102）及甘肃兴隆山产的果期标本（吴征镒等）完全相同；其次"茎生叶一枚"，在东北产的 *A. moschatellina* 的标本中大约有3%—6%有此变异，因此实际上 *A. xizangensis* 与 *A. moschatellina* 是同一物种，只是花期果期茎形态不同而已。另外，海岛五福花 *A. insularis* 其顶花的基本形式的2，4，4，4[K（2）C（4）A（4）G（4）的简写，下同]，与 *A. moschatellina* 完全相同，其侧花基数变异不定，与 *A. moschatellina* 侧花基数多变很相似，植株外观也不易区分，因而宜将它们归并。东方五福花 *A. orientalis* 目前仅发现于苏联外兴安岭以南与中国大兴安岭北部黑龙江两岸一个不很大的地区，它的顶花2，4，4，2，侧花3，6，6，3，数目稳定，并与 *A. moschatellina* 顶花2，4，4，4，侧花3，5，5，5，有明显区别，且其染色体数已进化为基数 $x=9$ 的12倍体，$2n=108$。作者认为 *A. orientalia* 可以成立。

3.关于无味五福花变种，中国产的五福花都是无味的，然而其顶花和侧花的基本形式与一般的 *A. moschatellina* 完全一样，与 Непомиящая 认为的顶花3，5，5，4，侧花3，6，6，5，并不相符。总之，没有形态、地理为主和其他方面的实质性区别。"无味"的种群不应成为变种，更不能视为独立的种。关于同级的 var. *japonica*, 已由 Hara (1983)降为 f. *japonica* (Hara)为—cytotype（四倍体）。这也是没有必要成立的种下单位。

综上所述，五福花科植物应划分为3属4种，分类系统排列如下：

1. **Tetradoxa** C. Y. Wu in Acta Bot. Yunnan 3 (4): 383—388. 1981.——*Adoxa* Sect. *Tetradoxa* (C. Y. Wu) Hara in Ginkgoana No.5:306—308. 1983.——*Adoxa* ser. 4. *omeiensis* (Hara) Nepomn. in Бот. Жур. 72(1):89. 1987——*Adoxa* Subg. *Tetradoxa* (C. Y. Wu) S. Y. Li, et Z. H. Ning in Bull. Bot. Res. 7(4): 93—112, 1987.

(1) **T. omeiensis** (Hara) C. Y. Wu in Acta Bot. Yunnan. 3(4): 383—388. 1981.

2. **Adoxa** L. Sp. Pl. ed 1(1):367. 1753.

(2) **A. moschatellina** L. Sp. Pl. ed 1(1):367. 1753——*Adoxa moschatellina* var. *inodora* Falc ex C. B. Clarke in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 3(2):1—7. 1880. ——*A. moschatellina* L. var. *japonica* Hara et f. *japonica* (Hara) Hara in J. Fac. Sci. Univ. Tokyo Bot. 6(7): 343—391. 1965. ——*A. insularis* Nepomn. syn. nov. in Бот. Жур. 70(4): 524—527. 1985.——*A. xizangensis* G. Y. in Acta Phytotax. Sin. 30(2): 179—180. 1992.

(3) **A. orientalis** Nepomn. in Бот. Жур. 69(2): 259—262. 1984.

3. **Sinadoxa** C. Y. Wu, Z. L. Wu et R. F. Huang in Acta Phytotax. Sin. (2): 203—210. 1981.

(4) **S. corydalifolia** C. Y. Wu, Z. L. Wu et R. F. Huang in Acta Phytotax. Sin. 19(2): 203—210. 1981.

二、系统演化

花基数一直是过去讨论五福花科系统演化及系统地位的主要依据之一，也是一些持不同意见者争论的焦点。

Matinovsky [12] 主张把五福花四基数的顶花看作原始的。理由是：顶花比侧花发育得早且快；比较解剖学的观点认为辐射对称的花比两侧对称的花原始；推测 *Adoxa* 的原始二基数性，并假设顶花是由二基数的花部通过纵裂的方式产生。而且侧花也可由 4 数花花部纵裂演变为 5 数和 6 数。

Fukouka [13] 对五福花 *A. moschatellina* 的花部维管系统作了较深入的研究，发现 5 数花是由 6 数花后位的（Posterior side）一枚雄蕊退化和相邻两侧花瓣融合而形成。Непомияшая [6] 对苏联境内各地区不同居群进行了花基数变异的统计，发现顶花和侧花的基本类型和各种变异形式。顶花的基本形式为 2，4，4，4，变异组合有 8 种，侧花的基本形式为 3，5，5，5，变异组合有 22 种。他发现每个居群中都有从 6 退化到 3 的现象，因而认为东方五福花 *A. orientalis*（顶花 2，4，4，2，侧花 3，6，6，3）的花基数最接近原始类群，并把它放在演化系统中最原始的位置上，而四福花 *A. omiensis* 则被视为较进化的类群。以上二位学者的观点基本相同，都主张五福花科是 3 基数起源的，6 数花是该类群的原始形式，通过融合和减化发生了其它类型。图 1 直观地表现了他们对五福花属花部演化的观点，并且形成了作为科的演化模式的基础。

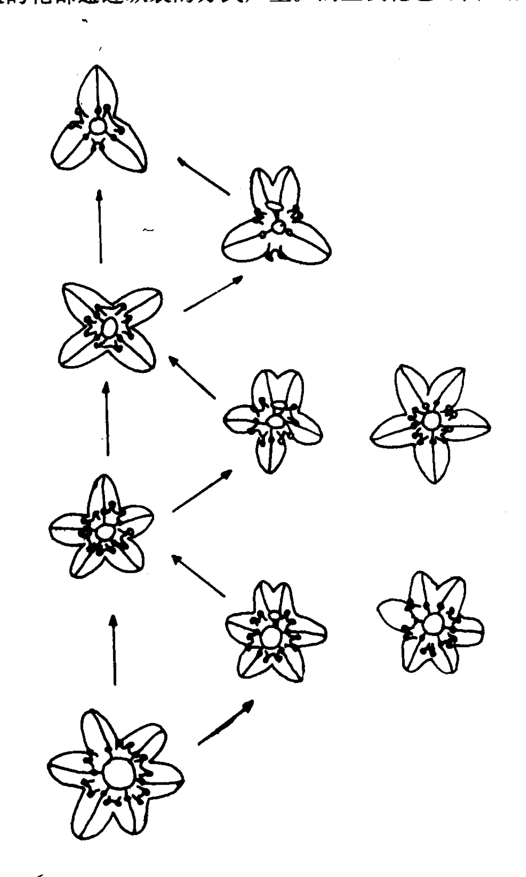


图 1　五福花 *A. moschatellina* 花部减化的演化过程（引自 Непомияшая 1984.）

Fig.1　The process of reductive evolution of flower in Adoxaceae

为了探讨五福花科的系统演化，作者 1984，1985 年曾两次到四川峨眉山采到四福花活植物，对其染色核型和花部维管结构进行了研究 [14, 15]。1992 年赴东北，采集了东北三省的五福花及大兴安岭黑龙江南岸的东方五福花。对它们的染色体、花畸变及花部维管系统进行研究分析 [16, 17]。华福花属植物曾由中科院青海高原生物所王为义、黄荣福在极其困难的条件下几次深入产地采集并作了营养器官解剖的研究 [18]。作者依靠标本材料完成了花部维管系统的观察。下面分别阐述我们的研究结果，并提出对五福花科系统演化的见解。

1.五福花科植物的细胞学

对中国产五福花科的不同属种植物的染色体数目和核型进行观察，并收集了北温带广布种 *A. moxchatellina* 不同产地的细胞学资料综合于表 1。

表 1 五福花科 3 属 4 种染色体数目

Table 1 The chromosome numbers of 3 genera and 4 species in Adoxaceae

Tetradoxa		Adoxa		Sinodoxa
T. omeiensis		A. moschatellina	A. orientalis	
China	2n = 36	2n = 36,54	2n = 108	?
Japan	—	2n = 36,54(45)	—	—
Europe	—	2n = 36,54	—	—

细胞学的资料表明：四福花属植物 *T. omeiensis* 体细胞具有 36 条染色体，其核型组成为 2n = 36 = 6m+14sm+4st+12t；五福化属的北温带广布种 *A. moschatellina* 产日本北海道知床、中国辽宁、吉林二省及欧洲绝大部分地区的植物，体细胞染色体数均为 2n = 36，少数地区，如日本北海道扎幌和本州仙台，中国黑龙江省尚志县，欧洲阿尔卑斯山产的植物体细胞染色体数为 2n = 54。Noguchi 曾报道过一种日本产五福花的核型为 2n = 54 = 18m+9sm+9st+21t。中国大兴安岭产的东方五福花 *A. orientalis* 具有目前所知该属植物最高的染色体数 2n = 108，其核型为 2n = 108 = 32m+24sm+20st+32t。

根据多倍体由二倍体衍生以及多倍化不可逆的基本原理，四福花体细胞染色体数（2n = 36）在科内各属间为最低，此外四福花的核型组成较五福花更为对称，这是它的原始性的又一表现；五福花属的东方五福花（2n = 108）显然较同属植物五福花（2n = 36，54）在系统演化中处于更进化的水平。细胞学的证据表明，四福花无疑是本科中最原始的类群，而不可能支持东方五福花为原始类群的观点。

2. 五福花科植物的花部变异

表 2 提供的数据中，四福花 *T. omeiensis* 变异率很低，四福花的 2 朵变异花中，一例为减化型 3，3，3，3，另一例为复化型 4，5，5，5。1995 年 5 月印开蒲等在四川峨眉山同地采集 30 多份标本，也仅发现 1 株具异常花基数（标本号 196151），其顶花为 5，5，5，5（复化型），侧花 4 朵，从上至下分别为 4，4，4，4；4，5，5，4（复化型）；4，4，4，4 和 4，4，4，4。同样说明四福花的花基数变异率相当低。同型同数，基数稳定仍是该属的基本特征。表 2 数据还表明北温带广布种 *A. moschatellina* 的花基数变异率最高。东方五福花 *A. orientalis* 的花基数也很稳定。华福花 *S. corydalifolia* 被统计的花数也有限，但可以认为 2，3，3，1 是该属的基本形式（约占 80%）。

表 2 五福花科 3 属 4 种侧花变异率

Table 2 The rates of variation in lateral flowers of 3 genera and 4 species in Adoxaceae

	Tetradoxa			Adoxa						Sinodoxa	
	T. omeiensis			A. moschatellina			A. orientalis			S. corydalifolia	
	基本形式	变异	总数	基本形式	变异	总数	基本形式	变异	总数		
	4,4,4,4			3,5,5,5			3,6,6,3			3,4,4,1	2,3,3,1
花数	41	2	43	285	103	388	22	1	23	2	8
%	95	5		63.9	36.1		96	4		20	80
材料来源	四川峨眉山			辽宁西丰			黑龙江大兴安岭			青海昂欠	

对四福花属的稳定性可以理解为是由于该属的孑遗性质所决定，它是最适生境中的残存者，它的稳定性暗示着祖先类型的特征被保存下来，也即是说原始五福花植物有可能起源于二基数的祖先类群。而东方五福花的稳定性则有可能是因为其染色体的高倍化（x = 9 的 12 倍体）导致了它的进化灵活度的降低。同时也由于它生活在一种较为隔离的环境中。五福花 *A. moschatellina* 的变异率据 Непомящая 统计，有高有低，一般为 2%—28%，个别居群甚至高达 79.5%，这充分说明与其所处的地域和环境有关，由于广布北温带，所迁环境的复杂多样是可想而知的。华福花属的花基数基本上属于较稳定的，是

对高寒地带特殊生境适应的结果。

对于五福花 *A. moschatellina* 西丰居群的 100 个花序的 488 朵单花（其中顶花 100 朵）的花部变异特点作了进一步分析。

（1）顶花和侧花变异率的比较　顶花 100 朵，其中偏离基本型 2，4，4，4 的为 20 朵占总花数的 20%，80%为正常；侧花 388 朵，其中偏离基本型 3，5，5，5 的为 103 朵，占总花数的 36.1%，63%为正常。显然顶花的变异率较侧花低。

（2）发生变异的各轮花部数量变异的特点　发生畸变的各轮花部，其数目从标准的 K（3），C（5），A（5），G（5）偏离向 4 数的占绝大多数。分别为花萼 87.7%，花瓣 70%，雄蕊 80%，心皮 85%。偏向 3 数和 6 数的相对要少得多。

3. 五福花科植物的花部维管系统

图 2 是五福花科 3 属 4 种的顶花和侧花的基本形式的维管系统结构图（根据透明花标本绘制）。

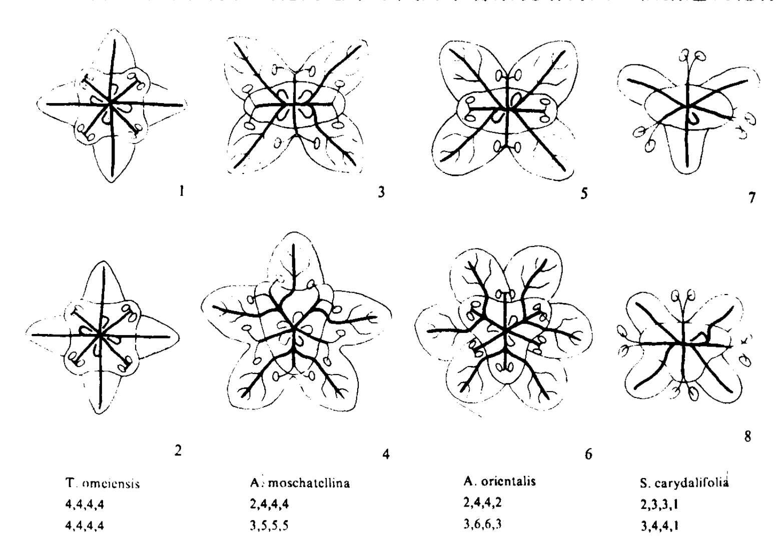


图 2　五福花科 3 属 4 种的花部维管结构

Fig.2　Floral vasculature of 3 genera and 4 spices in Adoxaceae

四福花属四福花的顶花（图 2：1）和侧花（图 2：2）同型同数。4 条雄蕊束和 4 条花瓣束在花托基部以上完全分离，雄蕊花丝完整，顶部略呈 T 字形，心皮背束分别由 4 个花瓣束的中下部分出。花瓣内有单条不分枝的中脉，整个花部维管结构整齐、稳定、变异不大。

五福花属两种，顶花侧花均为异型异数。五福花和东方五福花的顶花结构和维管系统基本相同（图 2：3，5），相对于侧花的维管系统，花瓣束与雄蕊束较为分离。前者心皮 4 束，后者心皮 2 束。前者花丝顶部纵裂较深。东方五福花的侧花（图 2：6）6 条花瓣束成对地与 3 条雄蕊束愈合，达到花冠管的基部。花瓣内有分支脉系。3 个心皮背束从这三条复合束上分出。另外 3 条雄蕊迹从花托基部分出。花丝顶部呈 T 字形分裂。整个花部维管系统结构对称，比较稳定。五福花的侧花（图 2：4）的维管系统在后位（近轴位），左右不对称，表现为一种衍生状态（即发生过减化与融合），雄蕊束与花瓣束融合程度较高。心皮背束 5 条，花丝维管束顶部纵裂至花冠管联合的部位。本种花部维管束变异较多，将在下面讨论。

华福花属华福花，由于花序复合程度很高，有时顶花与侧花分化不明显（图 2：7，8）。大约有 70%—80%的花为 2，3，3，1，20%—30%为 3，4，4，1。其雄蕊束与花瓣束较分离，花丝顶部分裂较

深。心皮退化为 1 枚，心皮背束 1 束，基部与一花瓣束相融合，心皮退化为 1 枚。本属花部维管束系统的特征表现为较高程度的减化。这可能是由于花序复合程度大大增加了每花序单花的数量，而每朵花的结构则趋于减化。

图 2：4 是五福花 2 侧花（3，5，5，5）维管结构最常见的一种形式，也可以认为是 5 数花达到相对稳定时的结构。实际上它的雄蕊与花瓣的离合情况比较复杂。通过对 40 多例畸形花的维管系统观察，发现了五福花侧花花基数一个减化系列及其演变的方式。

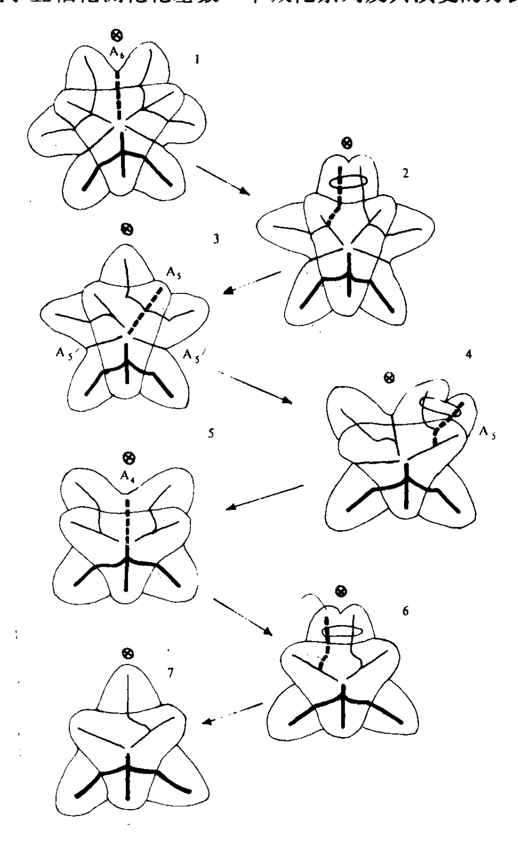


图 3　五福花侧花花部减化的演化过程

Fig.3　The process of reductive evolution of lateral flower in *A. moschatellina*

如图 3 所示，具 3 枚萼片的花，其一枚前位的雄蕊及相邻二花瓣的维管束愈合形成一个较少变化的结构（图中用粗线表示）。换而言之，花基数的变异，花部的减化和融合主要发生在后位。从 6 数花到 5 数花的减化通过后位一枚雄蕊 A6（图中用虚线表示）的退化和两侧花瓣的融合来完成的（图 3：1—3）。从 4 数花到 3 数花的演化方式与前述方式相同，A4 退化，两侧花瓣融合（图 3：5—7）。5 数花到 4 数花的减化也发生在后位。如图 3：3—5 所示，后位的两枚雄蕊之中，联合着两花瓣束的一枚雄蕊 A5 退化，相邻二花瓣融合，并伴随着两枚斜前方的独立雄蕊 A5′，向斜后方转移，靠扰邻近花瓣并与之融合，最后转变为 4 数花的形式（图 3：5）。我们的观察表明，在五福花 *A. moschatellna* 的侧花系统中的确存在着从 6 数到 5 数，4 数的减化过程。现阶段是以 5 数到 4 数的减化为主，因此，如前面分析的在花部变异中 4 数出现的频率较高。由此看来 Fukouka 从 6 数到 5 数转变的观察是完全正确的。然而我们不同意 Непомиящая [5] 认为五福花的任何位置的雄蕊和花瓣都可以同等方式退化或融合（图 1）。也不应把五福花属内的演化方式简单地演绎套用到科下属间的演化关系上去。

从整个科的系统演化的全局来看，若将图 3 中的 4 数花（图 3：5）与图 2 中的 4 数花（图 2：1，2 和图 2：3，5）的花部维管束相比较，可以从雄蕊束与花瓣束的离合程度清楚地判断出四福花是原始的，而五福花的侧生 4 数花是衍生的，仅顶花 4 数花比较接近四福花的原始形式，但显然萼片数趋向异数和简化。花部维管系统的研究不仅提供了每个属和种的维管化程度和进化水平高低的信息，而且还有助于从科的水平上来分析它们的演化关系（图 5）。

4. 五福花科的花序演化

花序的性质和复合程度是五福花科进化上的重要标志，也是该科三属间形态上最显著的一目了然的鉴别特征（图 4）。

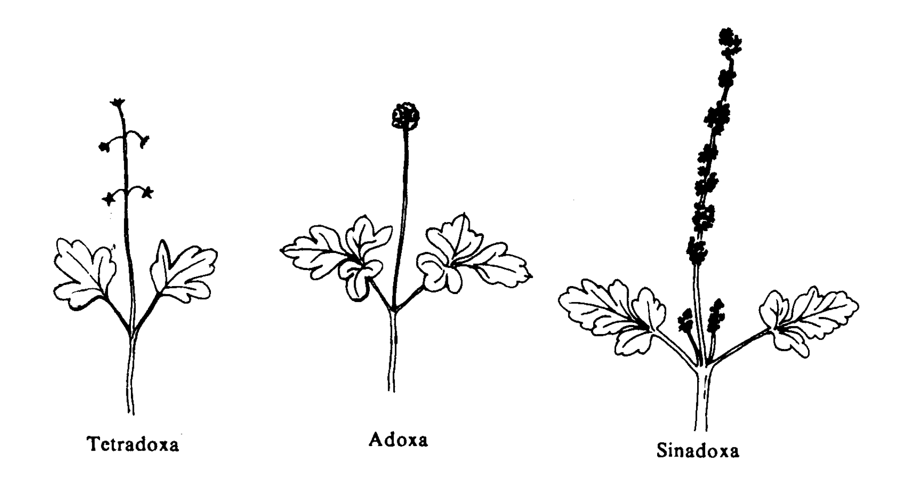


图 4　五福花科 3 属的花序结构

Fig.4　Inflorescence of 3 genera in Adoxaceae

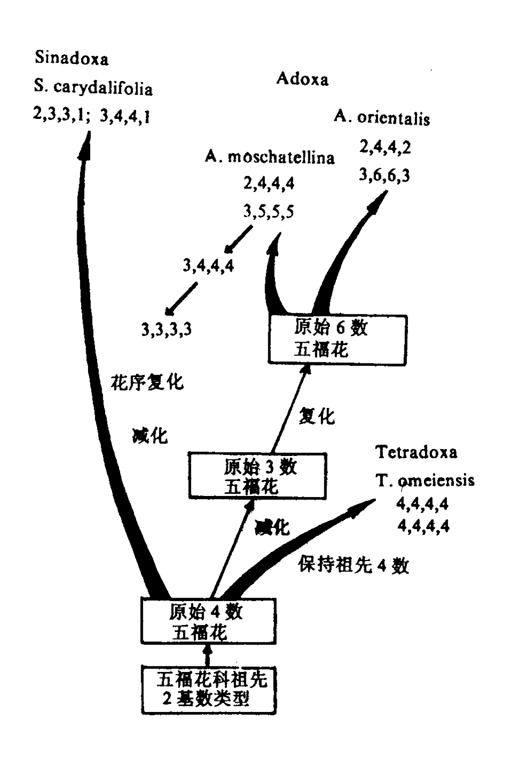


图 5　五福花科系统演化图解

Fig.5　Diagram of putative phylogenetic relationship of Adoxaceae

四福花属具典型的总状花序，顶生。每花序具 5—7 朵花，顶花 7 先开。花梗等长约 3—5 mm，单花在花序轴上排列的间距约 8—10 mm。

五福花属由 5—7 朵，稀 9 朵无梗或近无梗（花梗长不超过 0.5—1 mm）的单花聚生在花序轴的顶端构成稠密的球形，顶花先开。花序与典型的菊科的头状花序虽有区别，但一般都公认为头状花序。根据对近 200 个新鲜花序和国产大部分标本（包括东北大部、内蒙、华北、西北部分以及四川、云南、西藏产的几百份标本，上千个植株）的观察，作为该属的花序特征已相当稳定，未发现一例与四福花属总状花序的中间过渡性质的花序。李世友等[10]文中提到有些个体的侧生花有 1—2 mm 长的花梗甚至更长，认为是一种过渡形式，但未见具体凭证标本及出现机率的数据，故不能作为本文讨论的可靠依据。

华福花属具有高度复合的由 3—5 朵或更多花聚集成的团伞花序间断地排列在花序轴上构成间断的穗状花序。有限或无限，顶花和侧花有时分化不明显。整个花序由近百朵单花组成。

全科 3 属的花序演化关系十分明确。从原始的总状花序缩短成为头状花序。也由原始的总状花序分

化成为多数簇状团伞花序间断排列于花序长轴上的穗状花序。花序的演化情况与前述各个方面的演化关系是相互印证的。

上述4个方面的证据都一致地支持四福花在全科中的原始地位，并暗了原始五福花二基数起源的可能性。相反，东方五福花只能是五福花属中较进化的类群，把它作为三基数起源的原始代表的观点已不能立足。

综合上述论据，并以花基数的演化为主线，提出作者对五福花科系统演化的假设（图5）。

五福花科的顶花与侧花都是从二基数的原始祖先类型发生的。首先形成4数，如现存最原始的四福花那样，顶花和侧花同型同数，它代表了五福花科最原始的花部结构式样。四福花的花基数比较稳定，但也曾观察到极少数减化和复化的变异。因而推测原始4数五福花向五福花科其他结构式样的演化也存在着减化（包括融合）和复化（包括裂生）的两种复杂错综的过程。原始3数五福花可能由4数花一枚雄蕊退化，两侧花瓣融合为1，同时伴随着萼片和心皮的减化（如同四福花中出现过3，3，3，3的类型）。原始6数五福花可能由3数花的花瓣、雄蕊及心皮纵裂产生（如同五福花中出现过6，6，6，6或3，6，6，6的类型）。在这样一些原始类型的基础上，分别演化出五福花科的现代属种。而在五福花属存在着6数至3数的减化系列，并由于各轮花部的演化并非完全同步，出现了五福花属顶花和侧花的异型异数现象并表现出各种各样的中间过渡类型。东方五福花可能是在原始6数花的基础上经过减化和染色体的多倍化两个过程而稳定下来。华福花属顶花3数，侧花3或4数，心皮均为1。它是从原始4数花类型经减化融合而产生，由于心皮高度减化伴随着花柱消失和萼片的肉质化脊上具狭翅等特征的出现，成为科内演化水平最高的一属。

关于五福花科的系统位置，过去“总苞——萼”与“萼——花冠”的争辩，由于原始四福花花的发现而迎刃而解了。虽然花基数起源的争论常常是和对科的系统位置的不同看法联系在一起，但是目前要解决科的系统位置证据仍然不足。作为讨论问题，作者根据染色体基数。孢粉学等方面的一些证据，认为五福花科与接骨木属 *Sambucus* 有接近的方面。

三、地理分布和分布区的起源

1940年作为“单型科的五福花科曾由H. Vester进行世界性总结绘成分布图，归入“北温带分布区”，范围在北纬30°—60°之间。它在北美西南达科罗科多州和伊利诺州；在欧洲北起斯堪的纳维亚、南达阿尔卑斯山。当时除环带状分布的主体外，还有印度西北和里海至黑海（高加索）等两个孤立而星散的分布区。这种分布足以说明这一“单型科”正是典型的古北植物区系的标志成分。A. Engler等曾作为是第三纪古北极起源的有力证据。但是1981年以后，五福花科的“单型科”的局面已被打破。作者之一根据日本除九州和四国（Hara H, Kanai H. 1959），朝鲜和中国的材料，重新改绘了五福花科的分布图。图6中可以看出：在亚洲腹地还有一个最大的孤立分布区。北起青海湖（3800 m），西至西藏林芝（3500 m），南至云南中甸（3600 m）约为北纬27°，这里是青藏高原的东缘，这个分布区和我国的东北三省西延到河北北部、山西中部和从西西伯利亚、阿尔泰延伸到伊犁地区、天山的两个半岛状的分布区遥相呼应，共同组成一个老分布区的残遗部份。这个分布图把Vester(1940)的分布区界线在东亚延伸到了最南的纬度，亚热带的中山和高山区，更主要的是在这个分布区的西部和东部增加了两个新属的标记。东边的是四福花属（2300 m），西边的是华福花属（3900—4800 m），说明这里是本科种属分化的中心。这里有科内最原始的类群四福花属，它是从本科祖先中残存下来的，可以确定五福花科的起源地是在横断山区东部边缘第三纪古热带的山区亚热带中。当喜马拉雅、青藏高原和横断山区相应隆升的时期中，它的最适生境就像现在仍然残存在海拔2300 m左右的针叶、常绿阔叶混交林。这里也有科内演化到最高级的代表华福花属，它是从四福花相近的祖先型向另一方面发展，随着青藏高原的不断隆升，愈来愈适

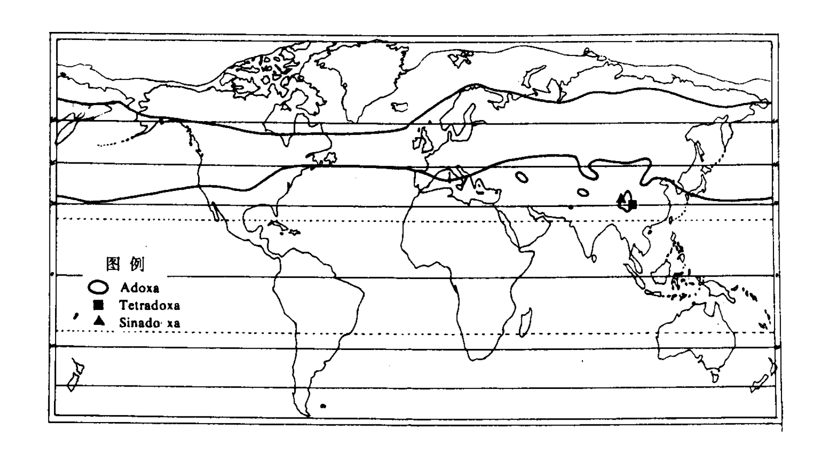


图 6 五福花科现代地理分布图（*Adoxa* ○, *Sinadoxa* ▲, *Tetradoxa* ■）

Fig.6 Mordern distribution of Adoxaceae

应于高寒潮湿生境，而最后在海拔 3900—4800 m 的高山砾石带或潮湿草甸中定居下来。五福花属在现代北温带广布的环状分布区很可能是一个在第三纪亚热带山区起源的小类群，当第四纪冰川反复来临之后，于间冰期中从南方山区下降到北方平原，逐渐适应于亚高山针叶林，进而适应北方针叶林的新环境而扩大其连续分布的结果。五福花科的分布区与南方亚高山至北方平原的云、冷杉林的分布区相吻合，与 Vester 所划的同分布类型的另两个科，鹿蹄草科和岩梅科的分布区也相吻合。通过五福花科的世系与分布区形成的例子，可以说明北温带（包括北极高山型）的属的分布区的起源问题。

参 考 文 献

〔1〕Hara H. Contribution to the study of variations in the Japanes plants closely related to those of Europe or North America. part 2. *Journ Fac Sei Univ Tokyo Bot*, 1965, **6**(7): 343—391.

〔2〕吴征镒，吴珍兰，黄荣福. 华福花属——五福花科的一新属. 植物分类学报，1981，**19**(2): 203—210.

〔3〕Hara H. A new species of the genus Adoxa form Mt. Omei of China. *Journ Jap Bot*, 1981, **56**(9): 271—274.

〔4〕吴征镒. 五福花科的另一新属，兼论本科的科下进化和系统位置. 云南植物研究，1981，**3**(4): 383—388.

〔5〕Hara H. A revision of Caprifoliaceae of Japan with reference to allied plants in other districts and the Adoxaceae. In GINKGOANA contribution to the flora of Asia and the Pacific region. 1983; No. 5, Academia Scientific Book INC. TOKYO.

〔6〕Непомящая О А. О НОВОМ ВИД РОДА ADOXA（ADOXACEAE）СДАЛВНЕГО ВОСТОКА. Бот. Журн, 1984, **69**（2）：259—262

〔7〕Непомящая О А. НОВЫЙ ВИД РОДА ADOXA（ADOXACEAE）С ОСТРОВОВ КУНАШИР И САХАЛИН. Бот. Журн, 1985, **80**（4）：524—527.

〔8〕Непомящая О А. СТРОЕНИЕ ЦВЕТКОВ И НАПРАВЛЕЧИЯ ИХ ЗВОЛЮЦИИ У ВИДА РОДА ADOXA（ADOXACEAE）. Бот. Журн, 1984, **69**(8): 1030—1039.

〔9〕Непомящая О А. СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗРЫ И НОВЫЕ ТАКСНЫ. Бот. Журн, 1987，**72**(4): 87—91.

〔10〕李世友，宁祝华. 五福花科的初步研究. 植物研究，1987，**7**(4): 93—108.

〔11〕姚淦. 西藏五福花属一新种和一新纪录种. 植物分类学报，1992，**30**(2): 179—180.

〔12〕 Matinovsky J O. Einige interessante Blatter-vund Blutenabuormitaten an *Adoxa moschatellina* L. *Oesterr Bot Zeitschr*, 1931, **80:** 250—254.

〔13〕 Fukouka N. Floral morphology of *Adoxa moschatellina*. *Acta Phytotaxa Geobot*, 1974, **26**(3—4): 65—76.

〔14〕 梁汉兴. 四福花染色体核型的分析. 云南植物研究， 1986， **8**(2): 153—156.

〔15〕 梁汉兴. 四福花花部解剖及维管系统的研究. 云南植物研究， 1986， **8**(4): 436—440.

〔16〕 梁汉兴. 五福花科植物的染色体数目及其系统学意义. 云南植物研究， 1993， **15**(3): 260—262.

〔17〕 梁汉兴. 东方五福花的核型分析. 云南植物研究， 1993， **15**(4): 395—398.

〔18〕 王为义， 黄荣福. 华福花的解剖学特征及其同五福花的比较. 西北植物学报， 1987， **7**(1): 6—11.